

УДК 576.895.122

**РАЗМНОЖЕНИЕ ПАРТЕНИТ ТРЕМАТОД ECHINOSTOMA CAPRONI  
(DIGENEA: ECHINOSTOMATIDAE)**

© Г. Л. Атаев,<sup>1</sup> Н. П. Исакова,<sup>1</sup> А. А. Добровольский<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена  
С.-Петербург, 191186

<sup>2</sup> Санкт-Петербургский государственный университет  
Поступила 11.07.2007

Прослежена динамика размножения партенит *Echinostoma caproni* (Echinostomidae). Впервые показано, что для всех партеногенетических поколений характерны ранние закладка и «созревание» генеративных клеток. Фактически процесс размножения заканчивается к моменту начала отрождения партенитами особей следующего поколения. С началом отрождения и материнские спороцисты, и редии разных генераций фактически перестают продуцировать новые генеративные клетки и берут на себя функции выводковой камеры. Ранее считалось, что эта особенность преимущественно присуща материнским спороцистам. Подтверждены данные об аутоотомии переднего конца тела материнскими спороцистами, что свидетельствует, на наш взгляд, об эволюционно раннем проявлении тенденции к морфофункциональному регрессу и дезинтеграции паразитической фазы материнской спороцисты.

Ключевые слова: партениты, *Echinostoma caproni*, герминальная масса, размножение, развитие.

Вопрос о природе и характере размножения редий и спороцист является дискуссионным со времени расшифровки первых жизненных циклов трематод (Dobrovolskij, Ataev, 2003). Одна из причин затянувшегося спора — дефицит работ, в которых были бы представлены данные о развитии и размножении партенит конкретных видов. Даже для интенсивно изучаемого вида *Echinostoma caproni* опубликованы только общие предположения о механизме и динамике размножения материнских спороцист (МС) и редий материнской и дочерних генераций (Ataev et al., 1997; Атаев и др., 2005, 2006). В частности было высказано предположение о том, что единственным центром пролиферации недифференцированных клеток (НК), в результате дифференциации которых формируются генеративные клетки (ГК), является специализированный орган размножения — герминальная масса (ГМ). Последняя закладывается еще в ходе эмбриогенеза партенит. Так, ГМ материнской спороцисты рассматриваемого вида формируется в процессе развития мирацидия. Уже к моменту вылупления в задней половине тела личинки содержится несколько недифференцированных и генеративных клеток (Ataev et al., 1997, 2001). Однако дальнейшая судьба ГМ в ходе развития

и размножения паразитической фазы МС, ее структура и динамика функционирования были описаны лишь в общих чертах. Еще меньше было сведений о ГМ редий. Данная статья специально посвящена особенностям размножения партенит *E. caproni*.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве лабораторных моллюсков—хозяев *Echinostoma caproni* были использованы 2 вида брюхоногих моллюсков: *Biomphalaria pfeifferi* и *B. glabrata*. Ранее было показано принципиальное сходство развития МС и редий различных генераций в обоих моллюсках (Атаев et al., 1998; Атаев и др., 2006). Для описания спороцист и редий каждого возраста детально изучалось не менее 20—25 особей партенит.

Экспериментальная часть работы была выполнена в лаборатории биологии животных Перпеньянского университета (Франция). Объект исследования — вид *Echinostoma caproni*, мирацидиями которого были экспериментально заражены 2 вида рода *Biomphalaria* — *B. glabrata* и *B. pfeifferi* (оба являются природными хозяевами *E. caproni*). Для заражения были взяты моллюски в возрасте 2 мес.: диаметр раковины *B. glabrata* составил 9—11 мм (доза заражения — 10 мирацидий на моллюска), а *B. pfeifferi* — 5—6 мм (доза заражения — 4 мирацидия). Контроль за развитием паразитов осуществлялся при тщательном осмотре зараженных моллюсков — растущие партениты хорошо видны через прозрачную раковину.

Зараженных улиток содержали в аквариумах при 26 °С и фоторежиме 12 : 12 ч. При этом в отличие от *B. pfeifferi* в аквариумах с *B. glabrata* вода постоянно аэрировалась. Кормом для моллюсков обоих видов служили листья салата, но для второго вида они предварительно высушивались.

Развитие редий было изучено как на живом материале, полученном непосредственно в процессе вскрытия моллюсков, так и на тотальных препаратах, окрашенных кармином. Однако основным методом исследования явилось изучение парафиновых срезов толщиной 5—6 мкм, окрашенных гематоксилином Эрлиха с последующей подкраской водным раствором эозина. Материал фиксировали в жидкости Буэна. Гистологическая обработка была проведена стандартным способом.

Перед фиксацией для сканирующей электронной микроскопии материал промывался в растворе Чернина. В качестве фиксатора применялся 3%-ный глютаральдегид на 0.1 М фосфатном буфере. Препараты изучались на микроскопе «ISI super III-A».

Фотографии выполнены на микроскопе Биомед с помощью цифровой камеры Nikon Coolpix 4500.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Размножение материнских спороцист. После проникновения МС в моллюска—хозяина в их развитии наступает период покоя, продолжающийся несколько часов (Атаев et al., 1997). Он необходим для формирования у спороцист первичного тегумента взамен сброшенных при пенетрации мирацидий эпителиальных пластинок. После этого спороцисты совершают миграцию к окончательному месту поселения — желудочку сердца или в проксимальной части аорты (Атаев и др., 2006).

В предыдущих работах уже отмечалось, что в течение первых суток после заражения (п. з.) состав герминального материала остается без изменений и представлен только генеративными клетками и их предшественниками — недифференцированными клетками (НК) (Ataev et al., 1997, 1998, 2001; Атаев и др., 2006, и др.). Как правило, количество последних не превышает 6—7 (рис. 1, а). Было показано, что только после завершения миграции в начале вторых суток п. з. одна или реже две ГК переходят к дроблению. При этом молодой паразит во многом еще сохраняет черты организации, присущие мирацидию.

Однако уже через 2 дня п. з. большая часть МС содержит по 3—4 эмбриона, состоящих из 5—10 бластомеров. Важно подчеркнуть, что до начала дробления ГК их количество не пополняется. Соответственно пролиферация НК и последующая дифференциация части из них в генеративные возобновляются только после третьих суток п. з. Такие клетки, сформированные уже на паразитической фазе МС, мы определяем как вторичные ГК, противопоставляя их первичным ГК, закладывающимся еще в мирацидии (Ataev et al., 1997; Атаев, 2000). В зоне пролиферации НК, созревания и дробления ГК, расположенной в задней части спороцисты, сохраняется паренхима. Учитывая структуру и генеративную функцию этого образования мы обозначаем его как центр пролиферации генеративных элементов — герминальную массу.

Одновременно в других участках тела МС происходит активная дегенерация клеток, составляющих сому мирацидия. Этот процесс сопровождается появлением многочисленных пикнотических телец. Глаза, ганглий распадается на фрагменты. При этом остатки ганглия быстро исчезают, а мелкие скопления пигментных гранул глаз встречаются даже через 2 недели п. з. Очень долго сохраняются расположенные терминально на переднем конце тела теребраториум и связанная с ним 4-ядерная апикальная железа. При этом теребраториум меняет свою функцию — теперь это уже не составляющая часть пенетрационного аппарата, а орган прикрепления к тканям хозяина. У молодых спороцист такой способ фиксации часто является основным. Лишь через 6—7 дней п. з. МС начинают прикрепляться к тканям хозяина только задним концом тела. Очевидно, это обусловлено тем, что именно на месте теребраториума с началом отрождения редий (на 8 сут п. з.) образуется отверстие (Ataev et al., 1997).

Через 3 дня п. з. в МС насчитывается до 10 (обычно около 6) эмбрионов. 1 или 2 из них содержат более 20—30 бластомеров и покрыты зародышевой мембраной (стадия зародышевого шара).

Через 4 дня п. з. средние размеры партенит составляют  $220 \times 50$  мкм. Дегенерация паренхимы приводит к формированию схизоцеля, представленную уже либо единой полостью, либо несколькими крупными полостями, разделенными пластинчатыми структурами (рис. 1, в). В спороцисте развивается 12—14 эмбрионов, большинство из которых уже покинуло герминальную массу (рис. 2, а). Они остаются связанными между собой и стенкой тела спороцисты пластинчатыми структурами. Самые крупные из таких эмбрионов состоят из 200—300 бластомеров. В герминальной массе МС в это время развивается еще 3—4 эмбриона (рис. 2, а).

Через 5 дней п. з. средний размер спороцист  $230 \times 70$  мкм. В общем схизоцеле находится около 13 эмбрионов. Паренхима сохраняется лишь в переднем и заднем участках тела МС. ГМ располагается либо каудально, либо смещена на боковой участок стенки тела (рис. 2, б). В случае каудальной локализации ГМ зародышевая полость в виде каналов, достигающих стенки

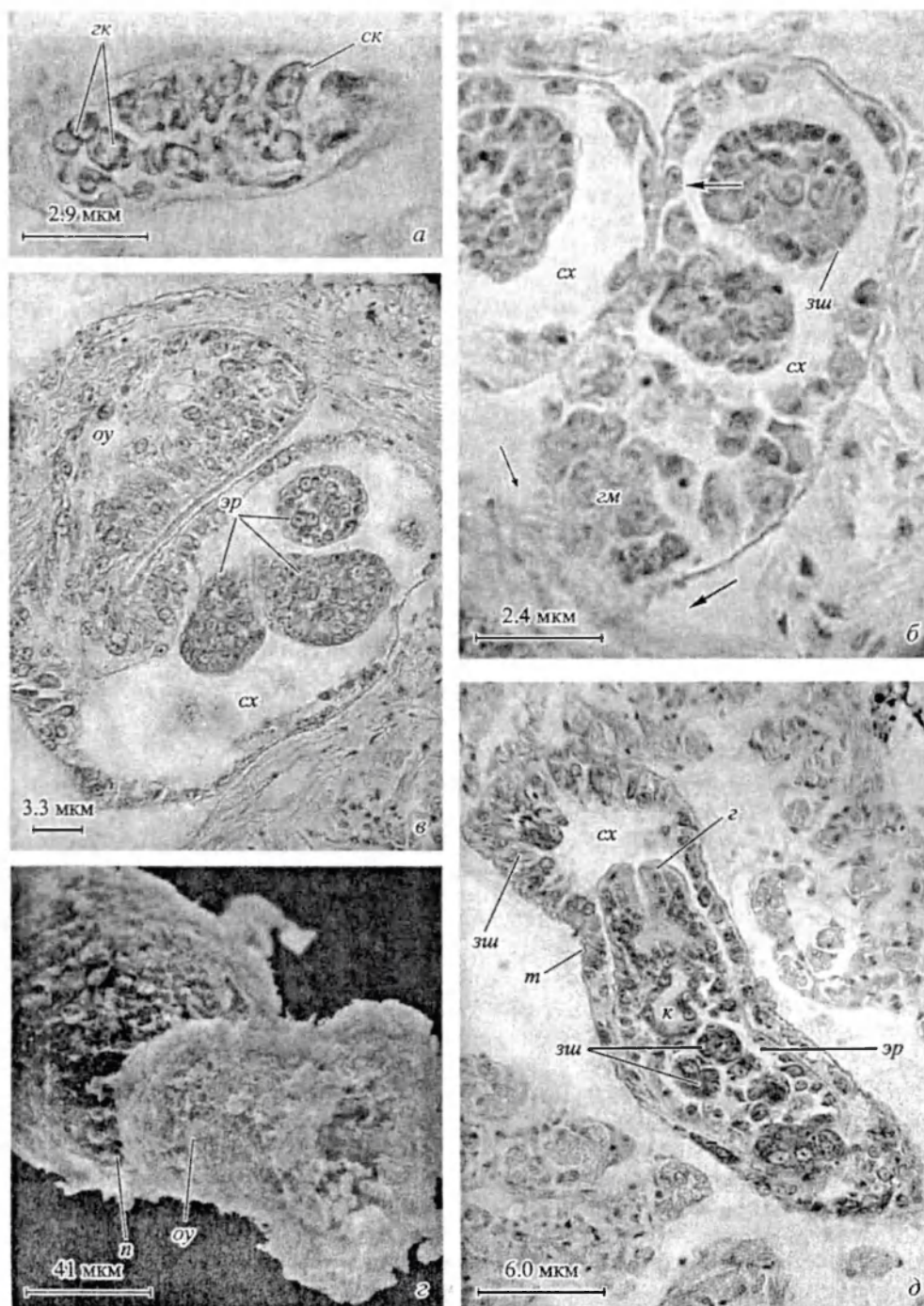


Рис. 1. Развитие материнской спороцисты *Echinostoma caproni*.

*а—в, д* — гистологические срезы через тело материнской спороцисты. *а* — через сутки после заражения (п. з.); *б* — через 4 дня п. з.; *в* — через 10 дней п. з.; *д* — через 13 дней п. з.; *г* — СЭМ фотография 11-дневной материнской спороцисты в районе перетяжки. *з* — глотка; *зк* — генетивная клетка; *эм* — герминальная масса; *зш* — зародышевый шар; *к* — кишка; *нк* — недифференцированная клетка; *оу* — участок спороцисты, отшнуровывающийся в процессе аутономии; *л* — перетяжка; *ск* — секреторная клетка; *сх* — схизоцель; *т* — тегумент спороцисты; *э* — эмбрион; *эп* — эмбрион реди. Стрелками обозначено место прикрепления спороцисты.

Fig. 1. The development of *Echinostoma caproni* mother sporocysts.



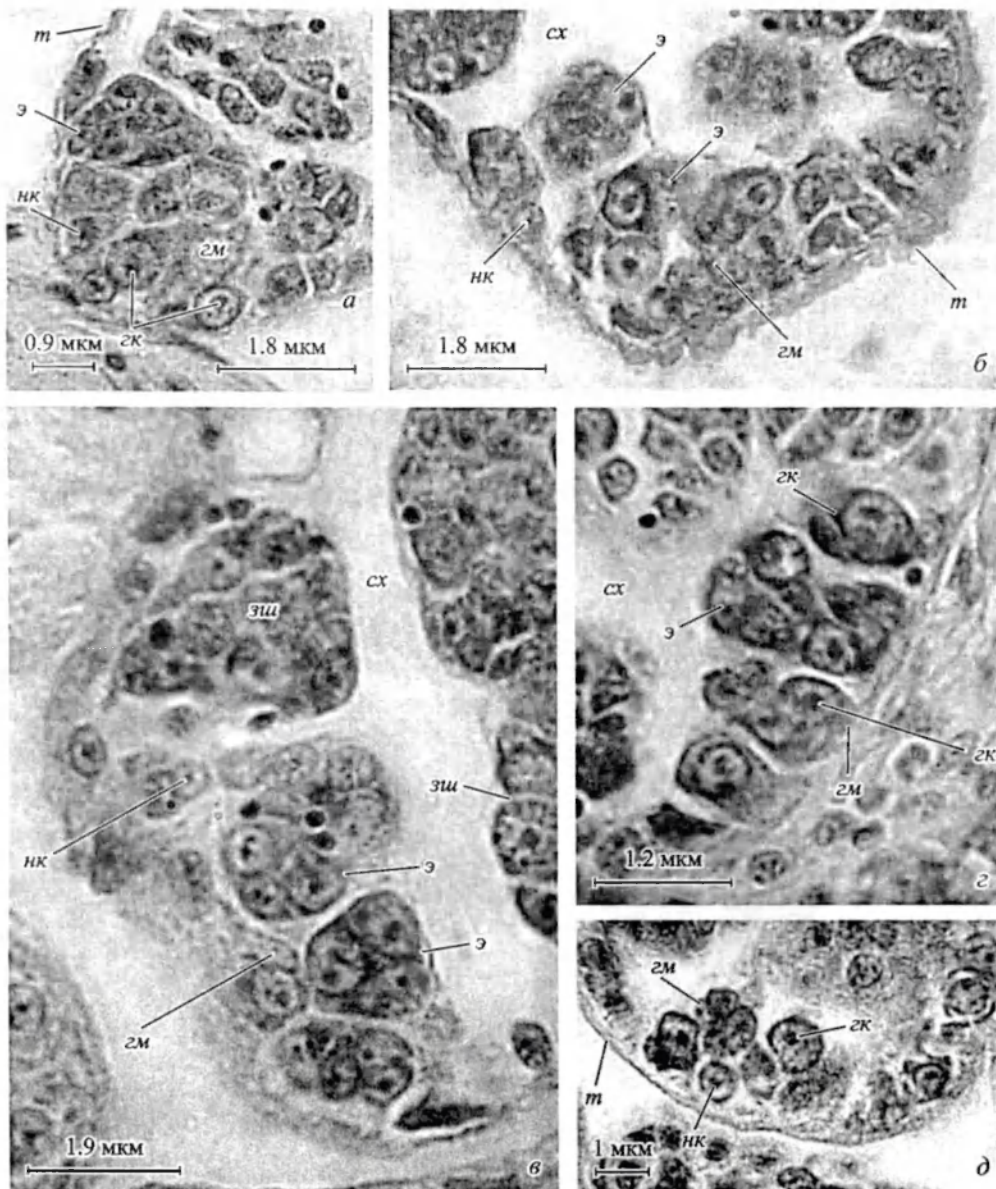


Рис. 2. Герминальная масса материнской спороцисты *Echinostoma caproni*.  
 а — через 4 дня п. з.; б — через 5 дней п. з.; в — через 6 дней п. з.; г — через 7 дней п. з.; д — через 10 дней п. з. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. The germinal mass of *Echinostoma caproni* moter sporocysts.

тела спороцисты, глубоко вдается в толщу паренхимы по бокам и вокруг герминальной массы (рис. 5). Благодаря этому эмбрионы могут беспрепятственно выходить из удаленных участков ГМ. Постепенное расширение этого углубления часто приводит к фрагментации ГМ на 2 или несколько частей, каждая из которых смещается на боковые стенки тела спороцисты (рис. 5). В результате у МС формируется 2 (и более) центра мультиплика-

ции генеративных элементов, хотя исходно ГМ закладывается как единый орган.

В ГМ развивается 2—6 эмбрионов. После выхода из ГМ эмбрионы остаются некоторое время связанными между собой пластинчатыми структурами (рис. 2, б) и располагаются по ранжиру по направлению к переднему концу тела. Всего в 5-дневной спороцисте развивается от 10 до 19 зародышей. При этом один из них значительно опережает в развитии остальные (состоит из 390—525 бластомеров). Он первым вступает в стадию морфогенеза, о чем свидетельствует появление зачатков глотки и кишки.

Через 6 дней п. з. размеры спороцист увеличиваются до  $390 \times 100$  мкм. В схизоцеле располагается 11—14 зародышей. Наиболее крупные из них обычно занимают переднюю треть спороцисты, а мелкие лежат ближе к ГМ (рис. 2, в). В состав ГМ входит от 3 до 9 эмбрионов, самые мелкие из которых состоят из 2—10 бластомеров. Всего в МС этого возраста развивается около 20 (16—24) эмбрионов. Наиболее продвинутые из них имеют зачатки кишки с узким просветом и глотки, а также зачаток схизоцеля, представленный совокупностью микрополостей вокруг кишки и крупных эмбрионов. В отдельных случаях в самом крупном из зародышей в свою очередь может развиваться 5—8 эмбрионов следующего поколения.

Через 7 дней п. з. спороцисты могут значительно различаться по величине. В среднем же их размеры составляют  $430 \times 110$  мкм. ГМ в половине случаев занимает боковое положение (рис. 2, г, 5). В ее состав входит 2—10 эмбрионов, которые содержат от 2 до 60 бластомеров.

Всего в МС этого возраста развивается до 33 зародышей, 3—4 из которых уже готовы к самостоятельному существованию в моллюске. На восьмые сутки п. з. обычно и начинается отрождение редий материнской спороцистой.

Через 10 дней п. з. спороцисты достигают в размеров  $1000 \times 200$  мкм. У многих из них к этому времени происходит аутоотомия переднего конца тела (рис. 1, в, г), описанная нами ранее (Ataev et al., 1997). Подтверждается адаптивное значение этого явления. Сначала эмбрионы покидают МС через терминально расположенный (на месте теребраториума) разрыв стенки тела. При этом специализированная родильная пора, снабженная мышечным сфинктером, не образуется. Появившееся отверстие не способно самостоятельно открываться и закрываться. Однако к этому времени его закупоривают многочисленные пластинчатые структуры и клетки паренхимы, благодаря чему МС еще некоторое время может нормально функционировать. Затем передний конец тела МС аутотомируется, и подросшие эмбрионы выходят через новое отверстие.

В схизоцеле МС этого возраста развивается до 40 эмбрионов. Прежней строгой ранжированности в их расположении не наблюдается, хотя самые крупные зародыши находятся ближе к «переднему» концу тела. Они содержат 11—20 эмбрионов следующего поколения.

У МС этого возраста наблюдается дальнейшее смещение ГМ на боковую стенку тела, ее фрагментация, а в некоторых случаях и дегенерация. Соответственно к этому времени завершается процесс формирования новых эмбрионов (рис. 2, д). Согласно полученным данным, в течение жизни МС *Echinostoma caproni* при паразитировании в моллюсках *Biomphalaria glabrata* формируют около 50 зародышей, а в *B. pfeifferi* их количество колеблется от 25 до 45.

Через 13—14 дней п. з. отмечается значительное уменьшение размеров МС. Покровы приобретают характерную складчатость. Образуются пере-

тяжки, отделяющие передний конец тела. В этих местах по стенкам со стороны схизоцеля появляется рыхлый клеточный слой и множество пластинчатых структур, между которыми располагаются несколько (до 3) зародышевых шаров.

В схизоцеле задней половины спороцисты свободно лежат 10—15 эмбрионов, находящихся на разных стадиях развития. Самые крупные из них успевают завершить свое развитие до гибели МС (рис. 1, д). Примерно у половины спороцист встречаются ГМ с отчетливыми признаками дегенерации. В них еще можно обнаружить очень ранние эмбрионы, состоящие всего из нескольких бластомеров.

Через 21 день п. з. отмечается массовая гибель спороцист. Их размеры сокращаются до  $200 \times 100$  мкм. Погибающие МС теряют связь с тканями хозяина и выносятся током гемолимфы за пределы сердца и главной аорты. В них еще могут находиться до 8 эмбрионов.

Размножение материнских редий (МР). Большинство новорожденных МР остаются вблизи МС, но некоторые из них уже покидают центральные отделы кровеносной системы и по артериям и синусам перемещаются к вершине висцерального мешка. Размер новорожденной МР составляет около  $200 \times 50$  мкм. Диаметр глотки — 40—50 мкм, кишки — 35—50 мкм. В новорожденной редии уже насчитывается 8—18 эмбрионов. Часть из них (обычно 4) еще находятся в составе ГМ, расположенной за локомоторными выростами, остальные локализируются в остатках паренхимы, либо в схизоцеле. Большинство эмбрионов связано между собой и с тканями МР пластинчатыми структурами.

У молодых материнских редий паренхима сохраняется только на переднем конце тела (около ганглия) и в каудальной области, где и располагается ГМ (рис. 3, з). Последняя в большинстве случаев обособлена от окружающей паренхимы пластинчатыми структурами (рис. 6). Позднее в процессе развития ГМ «выдвигается» в зародышевую полость (рис. 3, а—в, 6). Со стороны схизоцеля в ГМ располагается несколько эмбрионов, состоящих из 10—25 бластометров. Еще до 7 зародышей уже покинули ГМ и развиваются вблизи от нее, сохраняя с помощью пластинчатых структур связь со стенками тела.

Ко времени отрождения первых зародышей размер МР составляет  $2400 \times 300$  мкм. В них развивается до 55 эмбрионов. Важно отметить, что в МР этого возраста редко встречаются мелкие зародыши (стадия 2—5 бластомеров), что свидетельствует о замедлении процесса закладки новых эмбрионов. МР начинают отрождать особей следующей генерации в 4-дневном возрасте. К этому же времени полностью прекращается образование новых эмбрионов (самые мелкие из них состоят из 10 бластомеров). Паренхима сохраняется в виде тонкого слоя в заднем конце тела и в локомоторных выростах. ГМ дегенерирует: обособляется от окружающих тканей, сокращается в размерах, в ней появляются многочисленные пикнотические тельца. Постепенно интенсивность размножения МР снижается. В конце концов ГМ резорбируется. Усиливающиеся дегенерационные процессы приводят к уменьшению размеров редий примерно до  $1300 \times 200$  мкм. Их зародышевая полость заполняется обильным клеточным детритом с пикнотическими ядрами. В этой массе иногда удается обнаружить остатки 3—10 зародышей. Продолжительность жизни МР не превышает 15—20 дней.

Размножение дочерних редий (ДР). Размер новорожденных редий составляет около  $200 \times 50$  мкм (средний диаметр глотки — 30 мкм, а кишки — 25 мкм). Формирование единого схизоцеля еще не завершено: в раз-

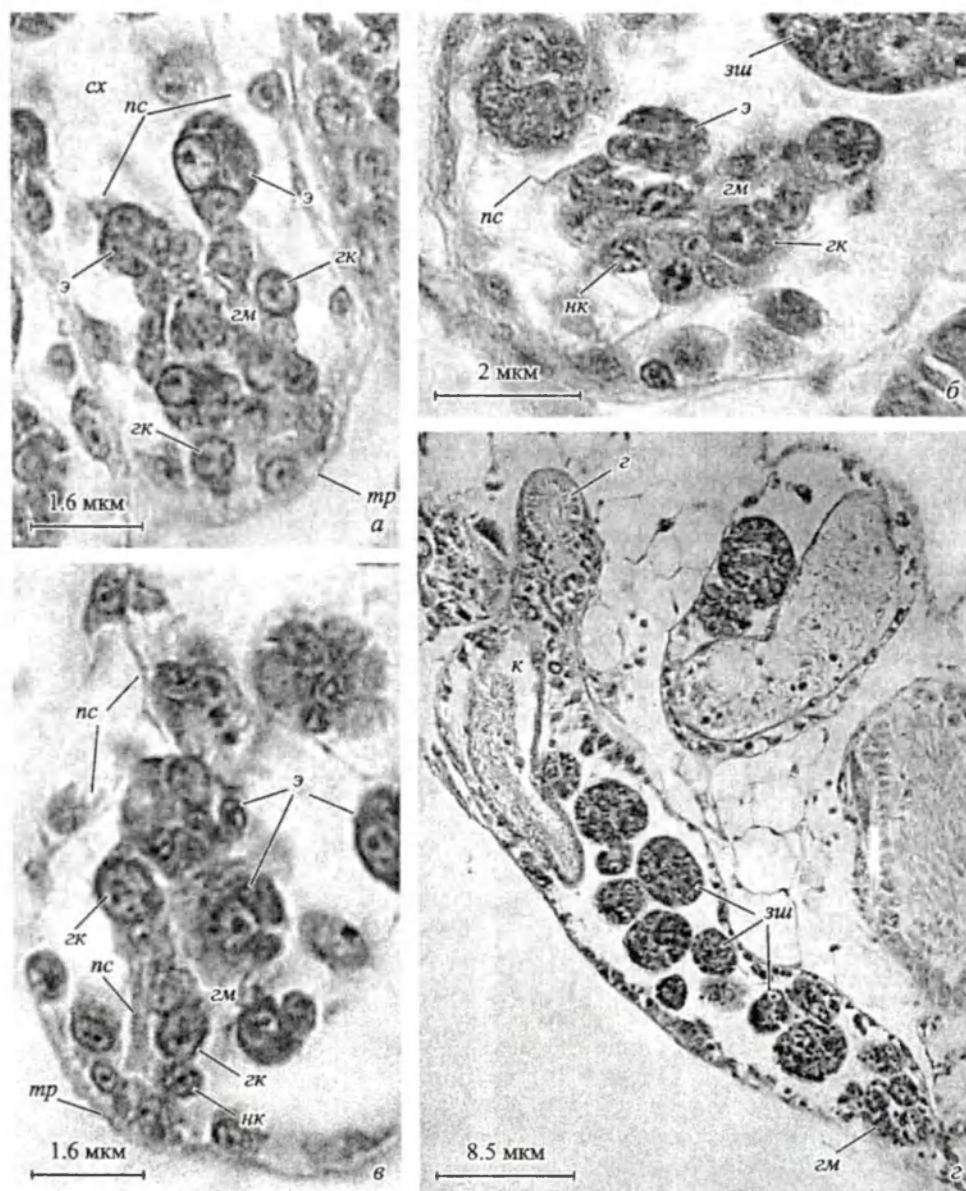


Рис. 3. Материнская редия *Echinostoma caproni* (10 дней п. з.).

а—в — герминальные массы молодых материнских редий; г — продольный срез через тело молодой материнской редии. пс — пластинчатые структуры; тр — тегумент редии. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 3. The mother redia of *Echinostoma caproni* (10 days after invasion).

ных направлениях его пересекают многочисленные пластинчатые структуры. В то же время паренхиматозный матрикс сохраняется только в передней части тела и за локомоторными выростами. Именно здесь в каудальной области редии заметна ГМ. На фоне окружающей паренхимы она отличается структурно — выглядит как группа компактно расположенных клеток, среди которых преобладают НК и ГК, часть из которых уже приступила к дроб-



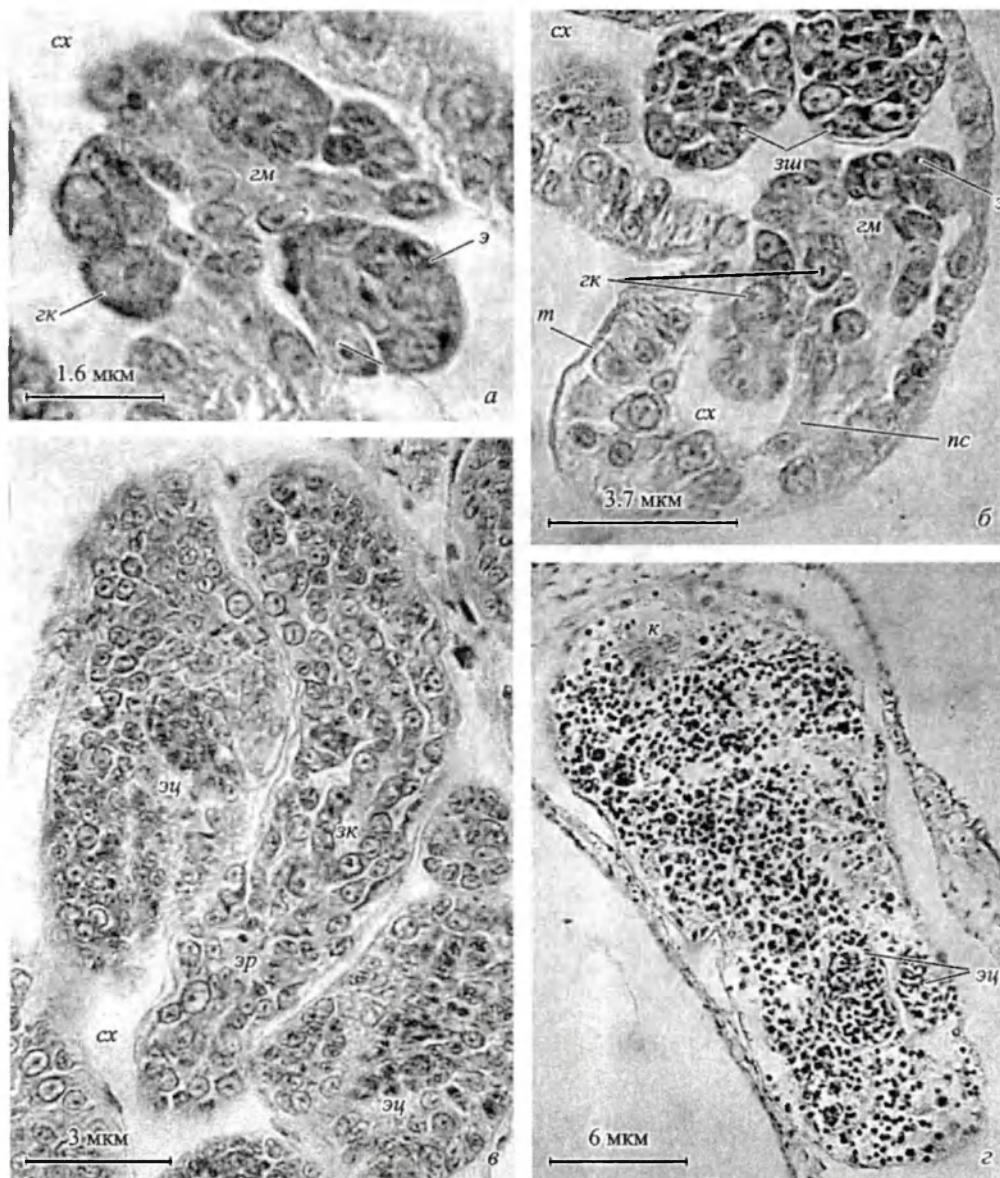


Рис. 4. Дочерние редии *Echinostoma caproni*.

а—б — герминальные массы дочерних редий (16 дней п. з., начало отрождения зародышей); в — срез через тело дочерней редии, в которой одновременно развиваются эмбрионы редий и церкарий (21 день п. з.); г — срез через тело дегенерирующей редии (25 дней п. з.). зк — зачаток кишки, эц — эмбрион церкарии. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 3.

Fig. 4. The daughter rediae of *Echinostoma caproni*.

лению. В большинстве случаев ГМ напрямую «контактирует» с зародышевой полостью, иногда даже вдаётся в нее.

Новорожденные ДР содержат 9—13 эмбрионов, наиболее крупные из которых состоят из 45—55 бластомеров. Самые мелкие эмбрионы, еще входящие в состав ГМ, содержат лишь 2—3 бластомера.

К началу отрождения особей следующей генерации максимальный размер ДР достигает  $2400 \times 280$  мкм. Активно функционирующая ГМ располагается в заднем конце тела: терминально или смещается на боковую сторону (рис. 4, а, б). От паренхимы она отделена пластинчатыми структурами, ими же она связана со стенкой тела редии. В состав ГМ входят несколько ГК и 5—8 эмбрионов, находящихся на разных стадиях дробления — от 2 до 20 бластомеров. Количество редиоидных эмбрионов не превышает 1—3, при этом они, как правило, опережают по степени зрелости эмбрионы церкарий (рис. 4, в). Общее количество зародышей на начало отрождения ДР достигает 50, причем большая часть из них — эмбрионы церкарий (имеются в виду зародыши, достигшие такой стадии морфогенеза, на которой можно достоверно определить тип эмбриона). Кроме них в редиях насчитывается до 22 лишь заканчивающих эмбриогенез зародышевых шаров.

Зрелые ДР, приступившие к размножению, встречаются по всему организму моллюска, но большая их часть паразитирует в гонаде и гепатопанкреасе. Они имеют размеры до  $1500 \times 185$  мкм (средний диаметр глотки 35—40 мкм, кишки 50—75 мкм). В редиях развивается до 30 эмбрионов. Около 20 из них — это эмбрионы церкарий. Важно отметить, что мультипликация генеративных элементов завершается вскоре после начала отрождения дочерними редиями новых особей (редий следующего поколения и церкарий). Об этом в частности свидетельствует появление признаков дегенерации ГМ: уменьшение размеров, нарастающая пикнотизация ее ядер и т. п. В составе такой ГМ иногда можно обнаружить не более двух эмбрионов, состоящих из 2—15 бластомеров.

Дегенерация ДР протекает сходно с дегенерацией МР (см. выше). Отметим лишь, что дегенерационные процессы затрагивают разные генеративные элементы — не только зародышевые шары, но и эмбрионы церкарий (рис. 4, г).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные еще раз подтвердили высказанное ранее предположение (Dobrovolskij, Ataev, 2003) о том, что единственным органом размножения партенит (в том числе и у *Echinostoma caproni*) является ГМ. Последняя всегда закладывается и начинает функционировать еще в ходе эмбриогенеза и исходно занимает каудальное положение, однако в ходе развития и аллометрического роста партенит может смещаться к середине тела. В то же время выявлены определенные отличия между ГМ материнской спороцисты и редий последующих поколений.

У МС данное образование погружено в мощный паренхиматозный матрикс и не имеет четкой структурной обособленности от окружающих соматических клеток (особенно на ранних этапах развития спороцисты). При этом генеративные элементы на начальном этапе развития МС ранжированы по степени зрелости: в задней части ГМ находятся НК, затем следуют ГК, а в ее передней части, ближе к формирующемуся схизоцелю расположены эмбрионы (рис. 5).

В дальнейшем с развитием схизоцеля ГМ остается в паренхиме, сохраняющейся в каудальной части тела. Отсутствие заметной структурной обособленности ГМ от окружающих клеток и отсутствие прямого «контакта» со схизоцелем затрудняют выход в зародышевую полость эмбрионов, развивающихся в задней части ГМ. Для облегчения их выхода в паренхиме вблизи ГМ образуется своего рода широкий канал, доходящий до каудального

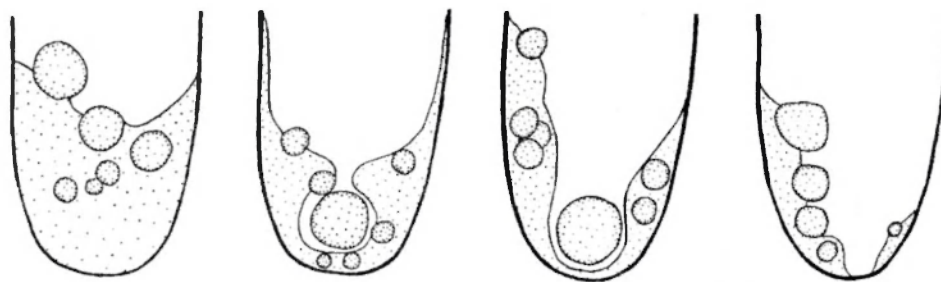


Рис. 5. Изменение герминальной массы в процессе развития материнской спороцисты *Echinostoma caproni*.

Fig. 5. The modification of the germinal mass during the development of *Echinostoma caproni* mother sporocyst.

конца тела и часто рассекающий ГМ на части (рис. 5). Возможно, именно таким способом формируются так называемые диффузные ГМ, свойственные МС ряда специализированных сосальщиков (Dobrovolskij, Ataev, 2003). При этом нужно помнить, что возникают они все-таки из единого центра мультипликации генеративных элементов, который закладывается еще в процессе морфогенеза мирацидия.

ГМ материнской и дочерних генераций редий также закладывается в задней части их тела, однако в отличие от спороцист, здесь это более компактное образование, достаточно четко обособленное пластинчатыми структурами. Еще одной особенностью ГМ редий *Echinostoma caproni* является их положение относительно схизоцеля. Ко времени развития первых эмбрионов до стадии зародышевого шара (около 20 бластомеров) ГМ начинает выдаваться в полость схизоцеля (рис. 6). Благодаря этому эмбрионы способны беспрепятственно покидать ее независимо от собственной локализации.

Очевидно, такой тип ГМ можно рассматривать как промежуточный между впаянной в паренхиматозный матрикс (как у МС *E. caproni*) и ГМ, практически полностью помещенной в зародышевую полость и сохранившей

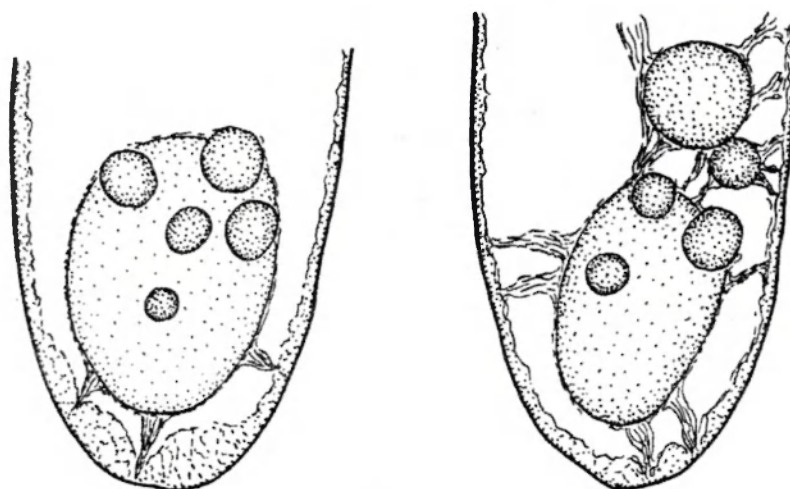


Рис. 6. Строение герминальной массы редий *Echinostoma caproni*.

Fig. 6. The structure of the germinal mass of *Echinostoma caproni* rediae.

связь со стенкой тела только за счет тонкой ножки, формируемой эндоцистой, как это описано у редий *Halipegidae*, *Hemiuridae* и части *Echinostomatidae* (Галактионов, Добровольский, 1998).

Логическим завершением данного ряда все большего обособления ГМ от паренхимы является флотирующая ГМ, описанная у *Strigeidae* и *Plagiorchiidae*. В этом случае полностью утрачивается связь ГМ со стенкой тела, и она переходит к свободному перемещению в зародышевой полости. При этом в ГМ генеративные элементы по степени зрелости располагаются радиально (Галактионов, Добровольский, 1998).

Выше уже было сказано, что начало функционирования ГМ (мультипликация генеративных элементов и начало их развития) приурочены к эмбриогенезу партенит *E. caproni*. Так, в вышедшем из яйца мирации содержится около 6 ГК, развитие которых происходит уже на паразитической фазе развития МС. В редиях материнской и дочерних генераций этот процесс пошел еще дальше. На момент отрождения редий ГМ содержит не только ГК, но и несколько эмбрионов. При этом часть зародышей к этому времени уже покидают ГМ и находятся в схизоцеле. Однако самой большой неожиданностью проведенного исследования оказались данные о завершении формирования ГК в партенитах к началу отрождения последними особей следующего поколения.

Эти данные позволяют по новому взглянуть на динамику и характер репродукции партенит *E. caproni*. ГМ действительно является их единственным репродуктивным органом, который не только закладывается, но во многом и осуществляет свою функцию в ходе эмбриогенеза партенит. Следовательно, потенциальная продуктивность последних (особенно редий) определяется на ранних этапах их развития.

Реализация этого потенциала, очевидно, связана с конкретными условиями существования паразитов в организме хозяина. В партенитах всех генераций закладываются генеративные элементы в количестве, заведомо превышающем число отрождаемых эмбрионов. Поэтому ко времени гибели в партенитах всегда остаются ГК и разновозрастные эмбрионы, находящиеся на разной стадии дегенерации. Весьма вероятно, что это можно рассматривать, как один из механизмов, обеспечивающих равновесие в паразито-хозяинных отношениях в системе партениты—моллюск.

Результаты работы также подтверждают предположение о необратимом характере перехода ДР *E. caproni* с продуцирования редий к отрождению церкарий (Атаев и др., 2005). Во-первых, этот переход происходит еще во время морфогенеза ДР. Во-вторых, зрелые редии уже не образуют новых зародышей, а только обеспечивают развитие имеющихся. Соответственно они не только не способны вернуться к формированию редиоидных эмбрионов, но и вообще не могут значительно изменить интенсивность собственного размножения.

Таким образом, регулирование численности партенит *E. caproni* определяется интенсивностью их размножения на достаточно ранних этапах их онтогенеза. Прежде всего это касается дочерних редиоидных генераций, так как МС и МР продуцируют один тип эмбрионов — редий и, кроме того, на этапе развития этих поколений партенит инфрапопуляция развивается экспоненциально (условия паразитирования позволяют проявлять максимальную репродуктивную активность). Вскоре после появления ДР численность инфрапопуляции выходит на плато и появляется необходимость ее регулирования на оптимальном уровне (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003; Атаев и др., 2005).

Формирование редиоидных эмбрионов, как отмечалось выше, предшествует образованию церкарий. Следовательно, в зависимости от плотности



инфрапопуляции ДР могут вначале размножения отродить большее или меньшее число партенит, а затем необратимо переходят к отрождению церкарий. Одним из доказательств подобной необратимости являются результаты изучения развития партенит *in vivo* (Loker et al., 1999; Атаев, 2000): в экспериментах зрелые ДР *E. caproni* независимо от условия культивирования отрождали только церкарий.

Однако в тех же экспериментах показано, что при помещении в искусственную среду очень молодых ДР (длина тела 300 мкм), содержащих около 20 зародышей, среди которых еще нет эмбрионов с признаками церкарий, в них развиваются только редиоидные зародыши. Всего за время опыта партениты отрождали по 10—12 редиий, не переходя при этом к формированию церкарий. Эти данные позволяют предположить, что, во-первых, ДР потенциально, как и МР, способны отрождать большое количество партенит (в условиях *in vivo* ДР переходят на развитие церкарий после формирования 1—3 редиий) и, во-вторых, определение типа формируемого эмбриона происходит довольно поздно — на стадии 20—40 бластомеров.

В завершении этой части обсуждения отметим, что полученные выводы относятся именно к партенитам *E. caproni*, хотя возможно, подобный механизм лежит в основе регулирования внутримоллюскового развития многих трематод — прежде всего, формирующих инфрапопуляцию партенит пролонгированного типа (Атаев и др., 2005).

Отдельного упоминания заслуживает описанный ранее и ныне подтвержденный факт аутономии переднего конца тела у МР исследуемого вида. До сих пор подобные данные по материнским спороцистам примитивных трематод (а сем. Echinostomatidae, несомненно, к ним относится) в литературе отсутствовали. В то же время имеются достаточно многочисленные сведения о далеко заходящей дезинтеграции материнских спороцист более специализированных сосальщиков (Cort et al., 1954; Добровольский, 1974; Добровольский и др., 1983). Сама эта дезинтеграция проявляется в очень разных формах. Это может быть и переход от унитарного к модульному типу организации, и морфофизиологический регресс, вплоть до почти полного подавления паразитической фазы МС. Полученные данные позволяют предположить, что дезинтеграционные тенденции в эволюции материнских спороцист сосальщиков начали проявляться очень рано — значительно раньше, чем это считалось до сих пор (Добровольский, 1974; Добровольский и др., 1983, 2000; Galaktionov, Dobrovolskij, 2003). У материнских спороцист *E. caproni* это проявляется в самой архаичной форме — сначала происходит простое разрушение специализированного переднего конца тела (образование отверстия на месте теребраториума), а затем и его отбрасывание. Важно подчеркнуть, что при этом материнская спороциста продолжает функционировать, хотя бы как выводковая камера. Возможно, именно в этом и заключается биологический смысл утраты материнскими спороцистами морфологической и функциональной целостности — они таким образом приобретают способность продолжать функционировать даже при развитии дегенерационных процессов.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 05-04-48520).

## Список литературы

- Атаев Г. Л. Развитие партенит трематод: Дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 329 с.
- Атаев Г. Л., Добровольский А. А., Исакова Н. П. 2005. Формирование инфрапопуляции партенит *Echinostoma caproni* (Digenea: Echinostomatidae). Паразитология. 39 (3) : 221—232.
- Атаев Г. Л., Исакова Н. П., Добровольский А. А. 2006. Развитие материнских спороцист *Echinostoma caproni* (Trematoda: Echinostomatidae). Паразитология. 40 (1) : 47—56.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. 1998. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука. 404 с.
- Добровольский А. А. 1974. Некоторые закономерности эволюции материнских спороцист трематод подотряда Plagiorchiata. Сб. «Эколог. и эксперимент. паразитология». 1 : 96—108.
- Добровольский А. А., Галактионов К. В. и др. 1983. Партеногенетическое поколение трематод (морфология, биология, размножение). Л.: ЛГУ. 106 с.
- Добровольский А. А., Галактионов К. В., Атаев Г. Л. 2000. Особенности организации генеративного материала и динамика размножения материнских спороцист трематод. Паразитология. 34 (1) : 14—24.
- Ataev G. L., Dobrovolskij A. A., Avanesjan A. V., Loker E. S. 2001. Germinal elements and their development in *Echinostoma caproni* and *E. Paraensei* (Trematoda) miracidia. Journal of Parasitology. 87 (5) : 1160—1164.
- Ataev G. L., Dobrovolskij A. A., Fournier A., Jourdane J. 1997. Migration and development of mother sporocysts of *Echinostoma caproni* (Digenea: Echinostomatidae). Journal of Parasitology. 83 (3) : 444—453.
- Ataev G. L., Fournier A., Coustau C. 1998. Comparison of *Echinostoma caproni* mother sporocysts development in vivo and in vitro using of *Biomphalaria glabrata* snails and a *B. glabrata* embryonic cell line. Journal of Parasitology. 84 : 227—235.
- Cort W. W., Ameel D. J., Van der Woude A. 1954. Germinal development of in the sporocysts and rediae of the digenetic trematodes. Experimental Parasitology. 3 : 185—225.
- Dobrovolskij A., Ataev G. 2003. The nature of reproduction of Trematodes Rediae and Sporocysts. In: Taxonomy, Ecology and Evolution of Metazoan Parasites. Presses Universitaires de Perpignan. 1 : 249—272.
- Galaktionov K. V., Dobrovolskij A. A. 2003. The Biology and Evolution of Trematodes. An Essay on the Biology, Morphology, Life Cycles, Transmission, and Evolution of Digenetic Trematodes. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Press. 592 p.
- Loker E. C., Coustau C., Ataev G. L., Jourdane J. 1999. *In vitro* culture of rediae of *Echinostoma caproni*. Parasite. 6 : 169—174.

## REPRODUCTION OF THE TREMATODE ECHINOSTOMA CAPRONI PARTHENITES (DIGENEA: ECHINOSTOMATIDAE)

G. L. Ataev, N. P. Isakova, A. A. Dobrovolsky

*Key words:* parthenites, *Echinostoma caproni*, germinal mass, reproduction, development.

## SUMMARY

Dynamics of the reproduction in the trematode *Echinostoma caproni* parthenites (Echinostomatidae) was observed. Early laying and maturation of the generative cells are for the first time shown to be characteristic for all parthenogenetic generations. Really the process of reproduction had been finishing to the beginning of the generating of new age by parthenites. Mother sporocysts, as well as redia of different generations, in fact stop producing new generative cells with the beginning of the generating of new age, and assume the function of a brood pouch. This feature was considered previously as peculiar mainly to mother sporocysts. Data on the autotomy of the anterior body end in mother sporocysts are verified. In our opinion, these data are an evidence of an early manifestation of the evolutionary trend to the morpho-functional regress and disintegration of the parasitic stage of mother sporocyst.